

Bosontwikkeling in aanwezigheid van hoefdieren: een modelbenadering

I.T.M. JORRITSMA, G.M.J. MOHREN, S.E. VAN WIEREN, A.F.M. VAN HEES,
H.H. BARTELINK, G.J. NABUURS & P.A. SLIM

Inzicht in de voedselkeuze van hoefdieren op de hogere zandgronden en in de effecten daarvan op de spontane bosverjonging kan worden gebruikt om de invloed van hoefdieren op de lange-termijnbosontwikkeling (50-100 jaar) te onderzoeken met behulp van een simulatiemodel. In het model FORGRA worden de wederzijdse relaties beschreven tussen bos en hoefdieren en de processen die van belang zijn in die interacties. In dit hoofdstuk wordt in algemene termen de structuur van dit model uiteengezet en wordt aangegeven wat de mogelijkheden hiervan zijn, zowel ten behoeve van het onderzoek als ter ondersteuning van beleids- en beheerbeslissingen.

Inleiding

Modellen die in ecologisch onderzoek worden gebruikt, zijn vaak dynamische modellen, wat wil zeggen dat ze de veranderingen in een ecosysteem in de tijd beschrijven. Dit in tegenstelling tot statische modellen, die bijvoorbeeld de samenhang in de structuur van een bos beschrijven op basis van het lichtklimaat. Simulatiemodellen kunnen zeer nuttige instrumenten zijn in het onderzoek naar het functioneren van een ecosysteem. Door de kennis van de onderlinge relaties in een systeem expliciet in de vorm van wiskundige formuleringen te beschrijven en vervolgens de modelresultaten te vergelijken met waarnemingen, kan het inzicht in de werking van het systeem worden getoetst en kunnen hypothesen worden bijgesteld of opnieuw geformuleerd.

De meerwaarde van een simulatiemodel is gelegen in het expliciet formuleren van hypothesen en veronderstellingen over de samenhang van deelprocessen in complexe systemen. Bij ingewikkelde modellen, waarbij tal van aspecten van een ecosysteem zijn ingebouwd, zijn er veel bronnen van onzekerheid die ertoe leiden dat de voorspellingen, met veel voorbehoud moeten worden geïnterpreteerd. Omdat er bij dergelijke voorspellingen veel aannames over de omgeving van het systeem gedaan worden, worden deze meestal aangeduid als scenario's. Het is onmogelijk om zekerheid te verkrijgen over de juistheid van de scenario-analyses, zeker indien deze zich over een periode van bijvoorbeeld 50 of 100 jaar uitstrekken. Wat de scenario-analyses opleveren, is inzicht in de mate waarin de ontwikkelingsrichting van een systeem verandert als gevolg van (kleine) wijzigingen in de onderlinge relaties van het systeem. Dit kunnen bijvoorbeeld zijn verschillende hoefdierdichtheden, verschillen in de voedselbehoefte van hoefdiersoorten of de verschillende reacties van afzonderlij-

ke boomsoorten. Modelscenario's zijn zeker niet zaligmakend, maar samen met veldresultaten uit experimenten en ervaringsfeiten uit praktijkproeven dragen ze ertoe bij dat er meer inzicht ontstaat in de effecten van bijvoorbeeld begrazing op de bosontwikkeling. Zo kunnen de mogelijkheden en beperkingen van het inzetten van begrazing als beheersmaatregel beter in beeld worden gebracht. Daarnaast bieden scenario's de mogelijkheid om zeer specifieke vragen door te rekenen.

In het bosbegrazingsonderzoek is kennis van de interactie van bos en hoefdier geïntegreerd in een model dat FORGRA is genoemd, een acroniem van FORest GRAzing. In dit model ligt de nadruk op een beschrijving van de populatiedynamiek in de boompopulatie die de bossamenstelling op termijn bepaalt in combinatie met de effecten van hoefdieren op de bosverjonging. In onderstaand kader

Simulatiemodellen voor bosontwikkeling

Simulatie van bosdynamiek

Modellen die de groei en ontwikkeling van gemengd, ongelijkjarig bos beschrijven zijn schaars. Een groep van modellen die hiervoor de afgelopen jaren is ontwikkeld, wordt in het Engels meestal aangeduid als 'gap models' of ook wel 'patch models' (Botkin et al. 1972; Shugart 1984). Deze successie- of bosontwikkelingsmodellen simuleren de bosdynamiek over een lange reeks van jaren. Uitgangspunt van deze modellen vormt de gedachte dat bosverjonging plaatsvindt in gaten of verjongingseenheden (Engels: gap of patch) en dat processen binnen zo'n verjongingseenheid verlopen onafhankelijk van ontwikkelingen elders in het bos. Het bos wordt vervolgens opgebouwd uit dergelijke verjongingseenheden in verschillende fasen van ontwikkeling. De afmeting van de kleinste verjongingseenheid komt overeen met de ruimte ingenomen door een volgroeide, dominante boom. Binnen een verjongingseenheid worden individuele bomen onderscheiden, gekenmerkt door soort, diameter (dbh), hoogte, bladhoeveelheid en biomassa. Er wordt niet expliciet rekening gehouden met de plaats van de bomen binnen de verjongingseenheid. Wel wordt verondersteld dat ze elkaar beïnvloeden door middel van concurrentie. De dynamiek (ontwikkeling in de tijd) binnen zo'n verjongingseenheid wordt bepaald door processen op boomniveau (groei en sterfte) en op populatieniveau (verjonging en concurrentie). Deze processen worden beïnvloed door eigenschappen van de boomsoort, de bosstructuur, de bossamenstelling en de groeiplaats.

Dergelijke bosontwikkelingsmodellen beschrijven per verjongingseenheid het aantal individuen per soort, structuurkenmerken per individuele boom (in de vorm van klassenverdelingen) en karakteristieken van de populatie of opstand (diameterverdelingen, grondvlak), over een periode van enkele tientallen tot honderden jaren. De modeluitkomsten worden meestal weergegeven als het gemiddelde van een aantal verjongingseenheden.

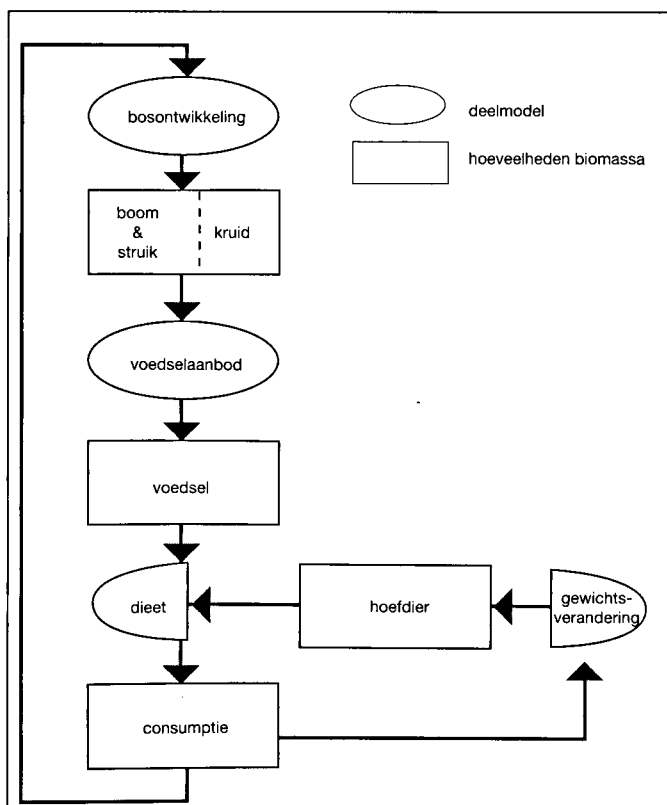
Mogelijkheden en beperkingen

Het grote voordeel van bosontwikkelingsmodellen boven traditionele groei modellen (zoals opbrengsttabellen) is dat groei (mede) wordt gerelateerd aan de groeiomstandigheden, waardoor effecten van veranderingen van de groeiplaats, of een veranderend beheer op de bosontwikkeling kunnen worden gesimuleerd. De modellen kunnen worden gebruikt ter ondersteuning van beleidsvoorbereiding en beheerbeslissingen, bijvoorbeeld in de vorm van het doorrekenen van scenario's. Bosontwikkelingsmodellen zijn, in tegenstelling tot de reeds genoemde opbrengsttabellen, echter niet zonder meer geschikt om als gereedschap voor bosbeheerders te dienen. Het zijn primair onderzoeksinstrumenten, die een hulpmiddel vormen bij het maken van afwegingen en het doorrekenen van beleids- en beheeropties. De toetsing van dergelijke modellen vindt plaats door vergelijking van modelonderdelen met de resultaten van gedetailleerd veldonderzoek en door vergelijking van de gesimuleerde bosontwikkeling met de ontwikkeling die wordt verwacht bijvoorbeeld op basis van onderzoek aan bosreservaten.

(*Simulatiemodellen voor bosontwikkeling*) wordt een summierende beschrijving gegeven van het type ('gap model') waartoe ook FORGRA behoort.

Het effect van hoefdieren op de bosontwikkeling komt tot stand door grazen, betreden en bemesten. Vraat aan de verjonging heeft in het model de meeste aandacht gekregen. In de scenario's wordt er in feite vanuit gegaan dat de effecten die hoefdieren hebben op groeiplaatseigenschappen, zoals de nutriëntenhuishouding van de bodem (hoofdstuk 5), ondergeschikt zijn aan de effecten van vraat.

De mate waarin verjonging als voedsel dient voor hoefdieren hangt af van een aantal zaken: wat is er totaal in het bos beschikbaar als voedsel en wat kiest de herbivoor bij dat aanbod? Om dit te kunnen berekenen is het bosbegrazingsmodel opgebouwd uit diverse deelmodellen waaronder een module voor het voedselaanbod in de kruidlaag en een module voor de dieetkeuze van hoefdiersoorten (edelhert, ree, rund en paard). De dieetkeuze wordt daarbij zowel bepaald door het voedselaanbod, als door de preferentie van de hoefdiersoort. De consequentie van een veranderde samenstelling van de verjonging op de bosontwikkeling wordt berekend in een module voor de bosontwikkeling. De samenhang tussen de deelmodellen is schematisch weergegeven in Figuur 7.1. In de volgende paragrafen worden de structuur van het bosbegrazingsmodel FORGRA nader beschreven. Voor een gedetailleerde beschrijving wordt verwezen naar de technische modeldocumentatie (Jorritsma et al. in voorb.).



Figuur 7.1.
Schematisch overzicht van de samenhang tussen de deelmodellen in het bosbegrazingsmodel FORGRA.

Groei, concurrentie en sterfte in een boompopulatie

In bosontwikkelingsmodellen wordt de groei van individuele bomen beschreven, meestal als toename van de stamdiameter of de biomassa. Daarbij wordt de actuele groei afgeleid van de potentieel haalbare groei (bepaald door de klimatologische omstandigheden), door rekening te houden met suboptimale groeiomstandigheden, bijvoorbeeld door tekorten aan licht, water of nutriënten. De mate van reductie is daarbij afhankelijk van de gevoeligheid van de soort.

Licht is de belangrijkste en vaak enige, expliciet gedefinieerde, concurrentiefactor in bosontwikkelingsmodellen. Verondersteld wordt dat het licht loodrecht door het kronendak omlaag valt en dat de lichtintensiteit exponentieel afneemt met de bladhoeveelheid. Aangezien de modellen geen vaste positie toekennen aan de bomen (afstandsonafhan-

kelijkheid), is er sprake van een horizontaal homogeen kronendak: het karakteriseren van boomkronen kan daardoor alleen met behulp van de tophoogte, kroonbasishoogte en bladhoeveelheid.

Andere factoren zoals nutriëntenbeschikbaarheid, zijn meestal op gap-niveau in plaats van op boomniveau gedefinieerd, hetgeen betekent dat onder arme omstandigheden de groeireductie van een boom van een bepaalde soort onafhankelijk is van de afmeting of sociale positie en slechts wordt bepaald door de gevoeligheid van de soort voor een voedseltekort. Boomsterfte is in de modellen het gevolg van toevallige omstandigheden (storm, brand) of van een geremde groei. Ook aspecten als 'vraat' of 'dunning' kunnen worden meegenomen.

Modellering van de bosontwikkeling

Modelstructuur

Het hoofddoel van het bosbegrazingsmodel FORGRA is het beschrijven van de veranderingen in samenstelling en structuur van het bos in de tijd. De belangrijkste mechanismen die de loop van de successie sturen zijn concurrentie, facilitatie, opbouw van de zaadvoorraad en vestiging: als een dominante boom sterft verandert de licht-, vocht- en nutriëntenbeschikbaarheid (facilitatie), waardoor de in de bodem aanwezige zaden kunnen gaan kiemen en de aanwezige verjonging zich verder kan ontwikkelen. Soorten die zich in deze fase vestigen, bepalen over een lange periode de successie. De sturende processen in de ontwikkeling zijn regeneratie, groei en mortaliteit. In een deelmodel van FORGRA worden deze populatiedynamische processen geformuleerd op basis van onderliggende fysiologische processen.

Loofbosverjonging in een grove dennenbos, dat een sterk open karakter heeft gekregen door storminvloeden.



In de toestandsbeschrijving van het bos worden bomen individueel gevolgd van zaailing tot aan de dood. De toestand van een individu wordt gekarakteriseerd door de soort, leeftijd, hoogte, diameter en de biomassa van de verschillende organen. Veranderingen in de toestand zijn afhankelijk van een complex van factoren waaronder soort, leeftijd, de hoeveelheid licht en de beschikbaarheid van vocht en nutriënten. Individuen van een plot concurreren met elkaar om licht en ruimte. De beschikbaarheid van water en nutriënten kan wel beperkend zijn, maar er wordt verondersteld dat deze voor de individuen in één plot gelijk is.

De individuen staan in een ruimtelijke eenheid, een verjongingseenheid, gerangschikt. Een verjongingseenheid, hier verder plot genoemd, heeft een grootte van 400 m². In een simulatie wordt de Ausgangssituatie van het bos beschreven door een verzameling plots. De rangschikking van de individuen ten opzichte van elkaar in een plot wordt als ondergeschikt beschouwd, evenals de situering van de plots ten opzichte van elkaar. De verandering in de bossamenstelling kan op verschillende manieren worden gepresenteerd, bijvoorbeeld in de vorm van diagrammen met aantal individuen per soort per hoogteklasse, of door figuren met daarin de verdeling van grondvlak of biomassa over de boomsoorten. De modeluitkomsten worden weergegeven als het gemiddelde van de plots en zijn omgerekend naar 1 ha.

Het model rekent met tijdstappen van één maand, waardoor rekening kan worden gehouden met de seizoensdynamiek in het voedselaanbod voor de hoefdieren. De simulatie begint altijd in de maand januari en stopt eind december. De duur van de simulatie kan van te voren worden ingesteld en kan enkele honderden jaren zijn.

Het model beschrijft in eerste instantie een autogene ontwikkeling, dus zonder de invloed van hoefdieren, ziekten, stormen, enzovoort. Het is zo ontworpen dat de invloed van begrazing daarin kan worden opgenomen. De invloed van herbivorie op de bosontwikkeling wordt enerzijds bepaald door de mate waarin de verjonging als voedsel dient voor de hoefdieren, anderzijds door het herstelvermogen van de boom-

Spontane verjonging

Onder gunstige omstandigheden (bijvoorbeeld na het afsterven van een dominante boom) kan verjonging plaatsvinden. In de meeste modellen wordt geen aandacht besteed aan de vestigings- en kiemingsfase, maar worden direct zaailingen of jonge bomen 'geplant'. De mate waarin natuurlijke verjonging optreedt, is naast de beschikbaarheid van licht, water en nutriënten, afhankelijk van de eisen die een soort stelt en van zijn verjongingsstrategie (veel of weinig zaad, mastjaren, enzovoort). In het bosontwikkelingsmodel wordt de verjonging meer in gedetail beschreven. Er wordt expliciet rekening gehouden met de gemiddelde hoeveelheid zaad per

boomsoort, de dispersie van zaad naar omliggende plots en de toevoer van zaad vanuit de omgeving van een plot. De kieming van zaden en de ontwikkeling van zaailingen zijn afhankelijk gesteld van het lichtklimaat in de plot. De schaduwtolerantie verschilt per boomsoort. Sommige soorten kunnen tot ontwikkeling komen onder een gesloten kronendak, andere zijn afhankelijk van open gaten. Voor het optreden van verjonging is de bodembedekking met kruidachtigen van belang. In geval van een dichte grasmatt is er geen of weinig ruimte voor zaailingen. Dit is in het model opgenomen door de bodembedekking van kruidachtigen te berekenen en de groeiruimte voor verjonging dienovereenkomstig te verminderen.

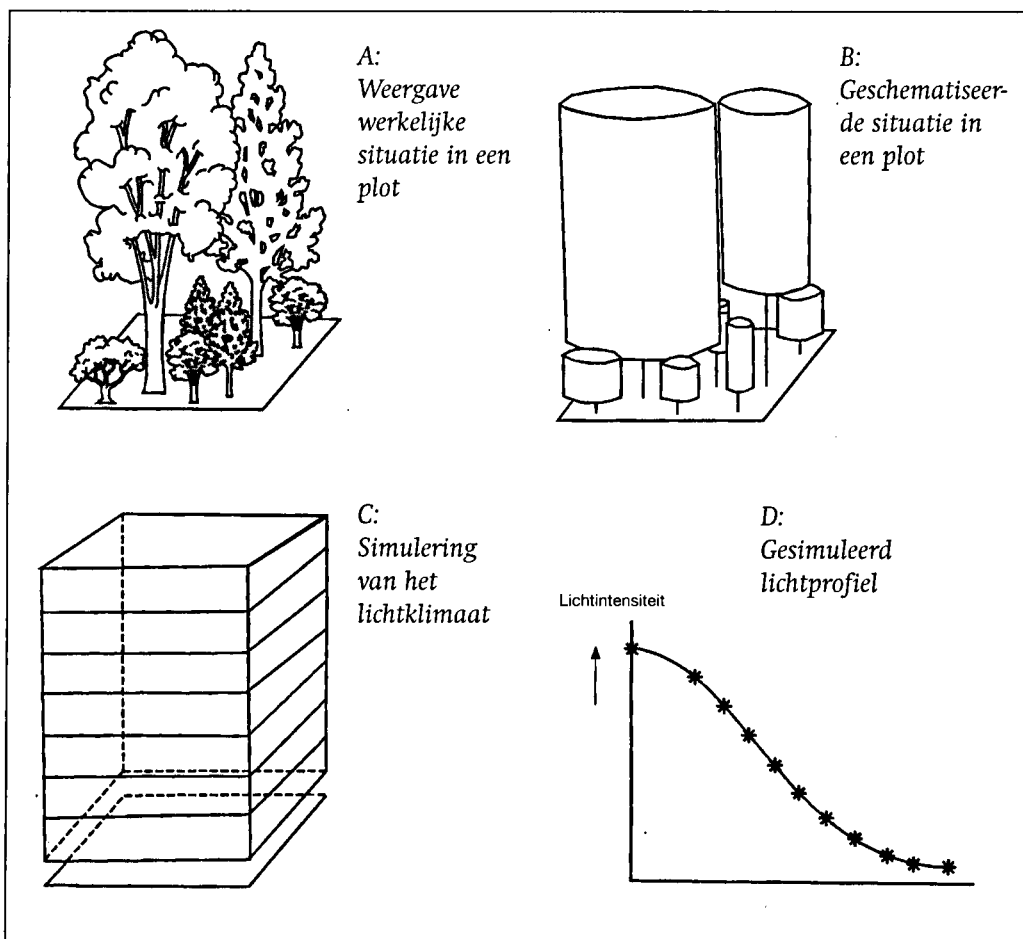
individuen na vraat. De beschrijving van de zaadvoorraad, groei, ontwikkeling en sterfte van de verjonging is cruciaal voor de evaluatie van de effecten van begrazing.

Lichtklimaat

Een van de belangrijkste abiotische factoren die de groeisnelheid van planten bepaalt, is licht. Met behulp van licht zijn planten via het proces van fotosynthese in staat om koolzuurgas uit de lucht om te zetten in suikers. De hoeveelheid licht die een vrijstaande plant opvangt, hangt af van het bladoppervlak, van de verdeling van het blad over de plant en van de stand van de bladeren ten opzichte van het licht. Een belangrijke factor die de geabsorbeerde hoeveelheid licht van een plant kan beperken, is de overschaduwing door buurplanten. In het model is concurrentie om licht een van de sturende processen in de successie, zowel voor de groei van de afzonderlijke bomen, als voor het optreden van verjonging. Per plot wordt berekend hoeveel

Figuur 7.2.

De berekening van het verticale lichtprofiel in het model.



licht elk individu absorbeert. Er wordt van uitgegaan dat de hoeveelheid licht op een bepaalde hoogte overal in de plot gelijk is: het lichtklimaat is in het horizontale vlak homogeen. In het verticale vlak neemt de hoeveelheid licht af van de top naar de basis van de boomkroon. De simulatie van het lichtklimaat wordt schematisch weergegeven in Figuur 7.2. Daartoe wordt de ruimte boven een plot verdeeld in een aantal lagen van 1 m dikte. Het aantal lagen wordt bepaald door enerzijds de langste boom en anderzijds de boom met de laagste kroonbasis. Allereerst berekent het model hoeveel licht er per laag wordt geabsorbeerd en hoeveel licht er wordt doorgelaten naar de volgende laag, waarbij exponentiële uitdoving wordt verondersteld. De hoeveelheid geabsorbeerd licht per laag hangt af van de hoeveelheid blad per bladlaag. Deze bladdichtheid wordt berekend door de bijdragen van elk individu aan die bladlaag te sommeren. Als berekend is hoeveel energie er per bladlaag is geabsorbeerd, kan door terugrekening volgens het evenredigheidsprincipe worden berekend hoeveel energie elk individu heeft geabsorbeerd.

Belangrijke sturende processen

Regeneratie

De opbouw van een zaadvoorraad en de vestiging van zaailingen zijn belangrijke mechanismen in de successie. Tezamen beschrijven ze het proces van regeneratie: het ontstaan van nieuwe individuen. Voorwaarden voor de vestiging van een nieuwe plantensoort zijn de aanwezigheid van zaden én gunstige kiemingsomstandigheden. De aantallen zaden per oppervlakte-eenheid kunnen sterk verschillen tussen de soorten. Zomereik en ruwe berk hebben bijvoorbeeld verschillende strategieën voor hun



De Vlaamse gaai illustreert de toevulsfactor bij de inzaaisnelheid. Deze vogel speelt een belangrijke rol bij de verspreiding van eikels.

generatieve vermeerdering. Van belang voor de bosontwikkeling is niet zozeer het aantal zaden of het aantal gekiemde zaden dat aanwezig is, alswel het aantal individuen dat het eerste moeilijke jaar doorkomt. In het model wordt dit nagebootst door de generatieve vermeerdering uit te drukken in het aantal eerstejaarszaailingen die er in een plot van iedere soort bijkomt. Deze grootheid wordt de inzaaisnelheid genoemd.

Bij de berekening van de inzaaisnelheid wordt uitgegaan van een maximale, soortspecifieke, inzaaisnelheid per plot. Deze wordt elk jaar berekend op basis van de conditie van de individuen van een boomsoort in de plot. Leeftijd, groeiplaats en al of geen mastjaar zijn van invloed op de productie van zaden en daarmee op het aantal zaailingen dat het eerste jaar overleeft. Het op deze manier verkregen maximale aantal zaailingen per soort per plot kan worden gereduceerd door condities van de plot zoals de mate van beschaduwing. Een andere factor die de overlevingskansen van zaden en zaailingen sterk beïnvloedt, is de concurrentie om 'ruimte' die afhangt van de bedekking door soorten in de kruidlaag. Effecten van licht en bedekking worden in het model geformuleerd als een percentage van het maximale aantal zaailingen.

Via immigratie kunnen nieuwe soorten een gebied binnenkomen. In het model wordt dit uitgedrukt als een soortspecifieke kans, die afhankelijk is van de wijze van zaadverspreiding. In het model wordt dit aangeduid als het 'Vlaamse gaai-effect', vernoemd naar een belangrijke verspreider van boomzaden (zie ook hoofdstuk 5).

Groei

De snelheid waarmee individuen in biomassa toenemen is, afhankelijk van de hoeveelheid geabsorbeerd licht en van het functioneren van het bladoppervlak. De totale bladoppervlakte bepaalt hoeveel licht er kan worden geabsorbeerd. Hoe goed het bladoppervlak functioneert, is afhankelijk van verschillende fysiologische processen. Zowel het proces van fotosynthese als de ademhaling, waarbij suikers worden verbruikt ten behoeve van onderhoud van het levende weefsel, zijn hierbij bepalend. Daarnaast kost de vorming van zogenaamde structurele biomassa energie. In het model wordt de groei niet beschreven op basis van deze fysiologische processen afzonderlijk, maar als resultante daarvan. Er wordt een directe relatie gelegd tussen de door het bladoppervlak geabsorbeerde hoeveelheid energie en de geproduceerde structurele biomassa. Deze grootheid wordt de lichtconversie-efficiëntie genoemd en drukt uit hoeveel structurele biomassa er wordt gevormd per eenheid geabsorbeerde energie. Het is een maat voor het functioneren van het bladoppervlak.

De grootte van de lichtconversie-efficiëntie verschilt per soort. Met name tussen loof- en naaldbomen treden duidelijke verschillen op in deze grootheid. Daarnaast hangt de lichtconversie-efficiëntie af van de omstandigheden. Van belang zijn factoren die van invloed zijn op de fotosynthese en de ademhaling. In het model worden de effecten van groeiplaatskenmerken als vocht- en nutriëntenbeschikbaarheid betrokken bij de berekening van de lichtconversie-efficiëntie. Door vermenigvuldiging van de hoeveelheid geabsorbeerde energie en de lichtconversie-efficiëntie wordt

voor elk individu de nieuw gevormde biomassa berekend. In een plant wordt deze droge stof over de verschillende organen verdeeld via het proces van allocatie, dat sterk afhankelijk is van de milieuomstandigheden en de ontwikkelingsfase van het individu. Onder schaduwrijke omstandigheden investeren planten meer in bladbiomassa, terwijl onder droge of voedselarme omstandigheden er meer wortelbiomassa wordt aangelegd. Onder gegeven milieuomstandigheden blijkt de verdeling van droge stof binnen een soort een redelijk voorspelbaar patroon te vertonen: de plant is aangepast aan zijn omgeving. In het model wordt hiervan gebruik gemaakt: geproduceerde droge stof wordt zo verdeeld dat het bekende allocatiepatroon ontstaat. Bij het modelleren van de groei komen de effecten van licht, vocht en nutriënten dus tot uiting zowel in de fysiologie (lichtconversie-efficiëntie) als in de morfologie van een plant (toedeling van droge stof naar de organen).

Sterfte

Naast regeneratie en groei, is mortaliteit een van de populatiedynamische processen die bepalend zijn voor de opeenvolging van soorten in de tijd. De oorzaak van het afsterven van een individu kan heel verschillend zijn. In het model worden drie oorzaken onderscheiden:

- a) Een plant kan doodgaan als gevolg van ouderdom. In een plant sterven vanaf het moment van kieming cellen af, maar worden er ook steeds nieuwe cellen gevormd. Op een gegeven moment produceren de meristemen, de delende cellen, geen nieuwe cellen meer. Bij eenjarige soorten is dit vooral een hormonaal gestuurd proces. Bij meerjarige soorten is het stoppen van de celdeling een gevolg van uitputting en de ophoping van afvalstoffen in het meristeemweefsel. Planten waarvan het meristeem niet meer actief is, gaan dood. De leeftijd waarop een plant een natuurlijke dood sterft, is vooral genetisch bepaald. De maximumleeftijd kan voor bepaalde boomsoorten erg hoog zijn: in de Californische woestijn is bij individuen van *Pinus longaeva* ('bristlecone pine') een leeftijd gemeten van 4700 jaar (Schweingruber 1989). In het model wordt een mortaliteitskans gedefinieerd, die afhankelijk is van de leeftijd van het individu en van de maximale leeftijd die de soort kan bereiken.
- b) Planten kunnen ook afsterven als gevolg van concurrentie. Wanneer voor onderhoud van de totale plant meer energie nodig is dan er via fotosynthese binnenkomt, zal de plant zijn suikerreserve moeten aanspreken. Wanneer dit langdurig het geval is, zal de plant verzwakken en uiteindelijk afsterven. Concurrentie om licht, vocht of nutriënten die de productie van suikers sterk kan remmen, is daarom een belangrijke oorzaak van sterfte. In het model wordt mortaliteit als gevolg van concurrentie gesimuleerd door de nettoproductie van suikers te vergelijken met de hoeveelheid suikers die nodig is voor onderhoud en groei.
- c) Het optreden van ziekten, plagen, storm en branden vormt een andere oorzaak van de dood van individuen en kan van grote invloed zijn op de bosontwikkeling. Vraat door grote hoefdieren valt ook onder deze categorie 'oorzaken van buitenaf'. In het model is mortaliteit als gevolg van stormen, ziekten en dergelijke niet

opgenomen. De reden hiervoor is dat we onze aandacht gericht hebben op de factor herbivorie. In FORGRA wordt herbivorie, net als concurrentie, gezien als een factor waardoor de productie van suikers afneemt. Er wordt een mortaliteitskans berekend door aanmaak en verbruik van suikers met elkaar te vergelijken.

Hoewel paarden nog meer graseters bleken te zijn dan runderen, versmaden ook zij een sappig boompje niet.



Modellering van het voedselaanbod

Dynamiek van het voedselaanbod

De mate waarin jonge bomen door hoefdieren worden bevreten, hangt mede af van het aanbod van andere voedselbronnen. Zo zijn bochtige smele en blauwe bosbes belangrijke voedselplanten in het bos op de hogere zandgronden. In het model is dan ook een module opgenomen die het aanbod van kruidlaagsoorten beschrijft.

Gedurende de ontwikkeling van een bos zullen soortensamenstelling en productiviteit van de kruidlaag veranderen. In een open grove dennenbos bijvoorbeeld, is de kruidlaag doorgaans goed ontwikkeld met een hoge bedekking van bochtige smele of blauwe bosbes. In de ontwikkeling van dit bostype wordt grove den geleidelijk vervangen door soorten als ruwe berk, zomereik en beuk. Deze zorgen voor een meer gesloten kronendak en minder licht in de kruidlaag, waardoor van een soort als bochtige smele de bedekking afneemt. Daarnaast is in ieder bostype het voedselaanbod afhankelijk van het seizoen (Nabuurs 1996). Tijdens het groeiseizoen neemt de biomassa in de kruidlaag toe en sterft grotendeels weer af in najaar en winter. De dynamiek van het voedselaanbod is van groot belang voor de draagkracht van het terrein en voor de dieetkeuze van de hoefdieren. Bij het ontbreken van voldoende voedsel in de vorm van kruidachtigen zullen in toenemende mate andere voedselbronnen zoals jonge bomen in het menu worden opgenomen.

Het idee van de 'voedselbak'

Een belangrijk uitgangspunt in het bosbegrazingsmodel is dat alle voedselplanten even goed bereikbaar zijn. De voedselplanten zitten als het ware in een 'voedsel-

bak', waaruit de hoefdieren naar believen kunnen vreten. De dieren kunnen al het aanwezige voedsel zonder beperkingen bereiken. Verschillen tussen hoefdiersoorten in terreingebruik maken dus geen onderdeel uit van het model. Aangezien het model werkt met tijdstappen van een maand, kan de dynamiek in het voedselaanbod gedurende het jaar worden gesimuleerd.

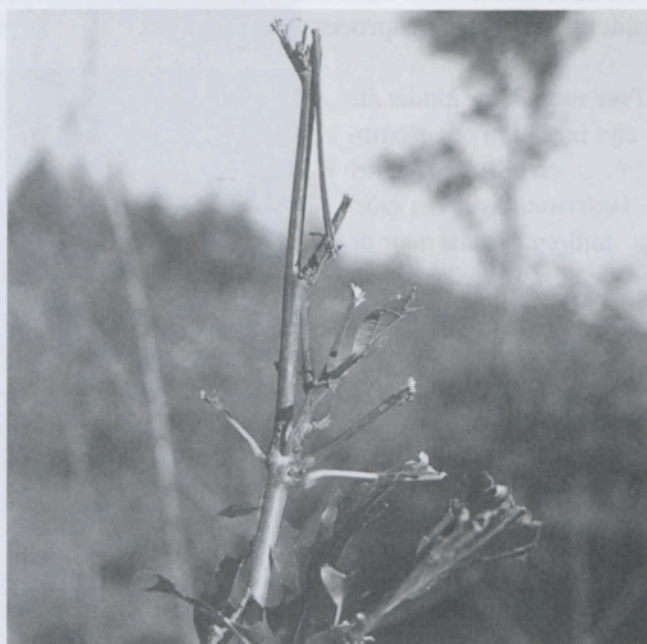
De module voor het voedselaanbod beschrijft op elk tijdstip gedurende de simulatie de biomassa van de kruidachtigen en de toestand van de bomen en struiken in plots van 400 m². De hoeveelheid voedsel in de voedselbak wordt gekwantificeerd door het aanbod op te tellen over de plots en om te rekenen naar hoeveelheden per ha. In het model is de vereenvoudiging toegepast dat er per plot slechts één kruidlaagsoort kan voorkomen. Door gelijktijdig met een reeks van plots te rekenen wordt de situatie nagebootst van verschillende kruidachtigen in de ondergroei.

Van de kruidachtigen zit de gehele biomassa in de vraatzone. Een fractie hiervan, waarvan de grootte afhankelijk is van de plantensoort, bepaalt de hoeveelheid eetbare biomassa van de kruidachtigen. Van de struiken en bomen wordt eerst per individu (of per klasse van zaailingen) afzonderlijk bepaald welk deel van de biomassa eetbaar is en vervolgens gesommeerd per soort over de plots. De eetbare biomassa van een boom bestaat uit bladeren en eerstejaarstwijgen die zich in de vraatzone bevinden. De vraatgrens is voor de verschillende hoefdiersoorten op 2,5 m gesteld.

Modellering van het dieet

Verteerbaarheid van voedselplanten

Hoefdieren zijn een groot deel van de dag bezig om in hun voedselbehoeften te



Aangevreten twijgen van een Amerikaanse eik.

Verteerbaarheidsgetal

De verteerbaarheid van een voedselitem wordt uitgedrukt in een percentage van de droge stof. Het is ondoenlijk om in vivo van elke plantensoort bij elke diersoort een verteerbaarheidsgetal vast te stellen. De verteerbaarheid wordt daarom meestal geschat in vitro. Hierbij wordt met behulp van penssap van een koe bepaald welk deel van het voedsel onverteerd blijft. Verteerbaarheidsgetalen op deze manier verkregen, zijn bruikbaar voor

runderen en schapen, maar veel minder voor reeën, edelherten of paarden, samenhangend met verschillen in verteringscapaciteit (hoofdstuk 3). Daarom zijn er in het bosbegrazingsonderzoek voerproeven uitgevoerd met de vier hoefdiersoorten, waarbij verschillende voedselsoorten zijn aangeboden. De verschillen in verteerbaarheid voor de hoefdiersoorten kunnen worden gecorreleerd met de in vitro-waarden. Op deze manier krijgt elk voedselitem een diersoortspecifiek verteerbaarheidsgetal.

voorzien. De belangrijkste componenten van het voedsel zijn energie en mineralen. Ieder dier maakt een selectie uit het aanbod en iedere hoefdiersoort doet dat op eigen wijze (hoofdstuk 3). De 'optimal foraging' theorie is een algemeen aangehangen benadering die een verklaring geeft voor het foerageergedrag van dieren (Belovsky 1986; Stephens & Krebs 1986; Illius & Gordon 1993). De theorie gaat ervan uit dat een dier, binnen een aantal beperkingen, probeert zijn energieopname te maximaliseren. Beperkingen voor een herbivoor zijn bijvoorbeeld de maaginhoud en de dagelijkse graastijd. Ook het voedselaanbod en de wijze waarop het voedsel ruimtelijk is verdeeld kunnen beperkend zijn. De optimal foraging theorie is oorspronkelijk ontwikkeld voor predator-prooi-relaties, waarbij de monofage predator het prooidier vrijwel geheel kan benutten. In die situaties blijkt de predator prooien uit te kiezen die een hoge energie-inhoud vertegenwoordigen. Bij hoefdieren ligt dit anders. Zij zijn polyfaag en eten slechts bepaalde plantendelen, die op hun beurt slechts voor een deel verteerbaar zijn. Onverteerbare resten worden uitgescheiden maar nemen tijdens het verteringsproces wel ruimte in.

Twee van de drie hinds die zijn ingezet in een afgerasterd stuk bos in het Deelerwoud voor een gedetailleerde studie naar de voedselkeuze van edelherten.

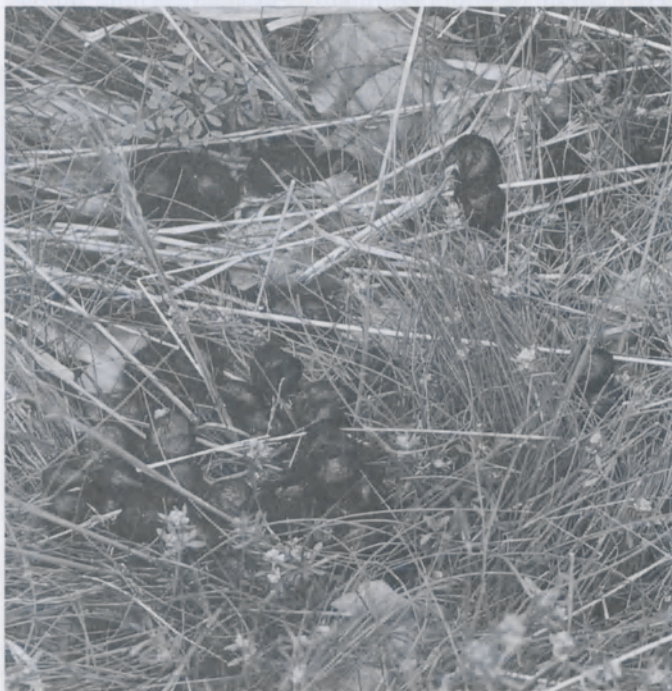


Aangezien hoefdieren verschillen in hun verteringscapaciteit, is de verteerbare energie-inhoud van elke plantensoort per diersoort verschillend (hoofdstuk 3). Om hiermee rekening te houden is in de dieetkeuzemodule voor elke plant-diersoort-combinatie een verteerbaarheidsgetal vastgesteld (zie het kader *Verteerbaarheidsgetal*).

Opnamesnelheid

Verteerbaarheid is niet het enige aspect dat bepaalt hoe effectief er energie uit het voedsel kan worden opgenomen. Bij het verzamelen van voedsel krijgt het dier te maken met zijn eigen mogelijkheden en beperkingen en met de heterogene verdeling van plantenmateriaal in de ruimte. De hypothese van maximalisatie van opgenomen verteerbare energie moet derhalve nauwkeuriger worden geformuleerd door de factor tijd erbij te betrekken. Het sturend mechanisme in de voedselkeuze is dan het maximaliseren van de *snelheid* van de verteerbare energieopname. Met andere woorden: het dier probeert in zo kort mogelijke tijd zoveel mogelijk bruikbare energie te verzamelen.

Gegevens over de opnamesnelheid zijn verzameld in compartimenten: afgerasterde stukken bos van ca. 30 ha waarin een diersoort (één per compartiment) een groot aantal plantensoorten tot zijn beschikking had. Op basis van waarnemingen aan hapgrootte en hapsnelheid kon voor de verschillende plantensoorten, per fenologische periode, de diersoortspecifieke snelheid van opgenomen biomassa worden geschat. Door van elke plantensoort de verteerbaarheid te vermenigvuldigen met deze opnamesnelheid kan de opnamesnelheid van verteerbare energie worden berekend. De grootte die aldus ontstaat wordt aangeduid met het DOMIR-getal (dige-



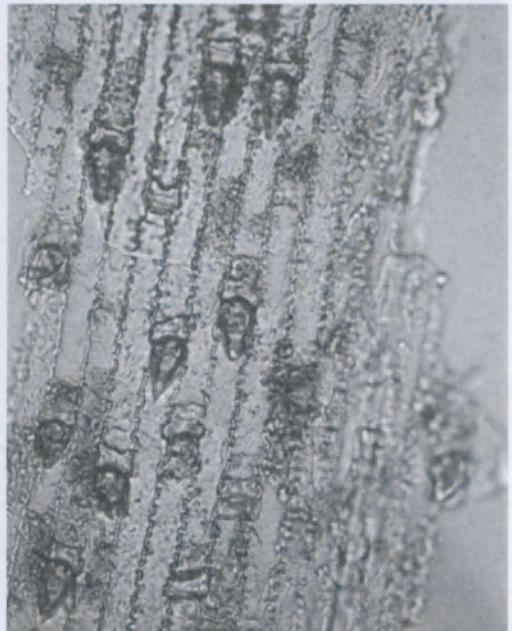
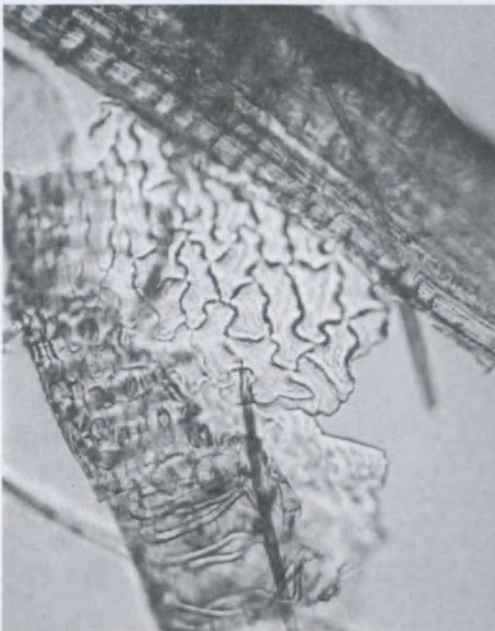
Reeënkeutels zijn gebruikt om de dieetkeuze van reeën te achterhalen. Helaas zijn ze vaak moeilijk te vinden in de vegetatie

stible organic matter intake rate) uitgedrukt in g droge stof/min. Het DOMIR-getal van een plant geeft aan hoeveel energie een bepaalde hoefdier soort per tijdseenheid binnenkrijgt, wanneer hij slechts die ene plantensoort krijgt voorgeschoteld.

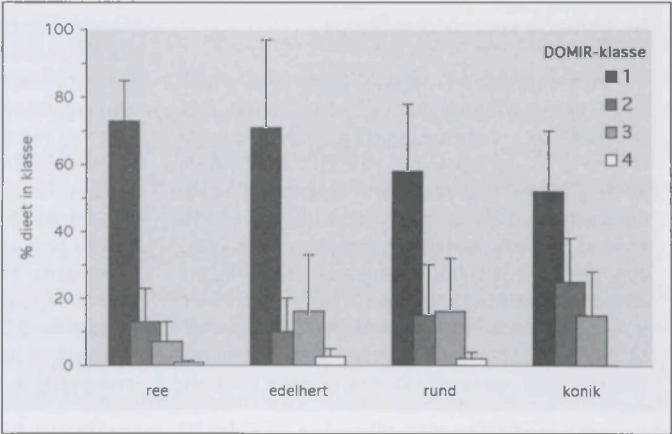
Vanwege de onzekerheid in de berekeningen, zijn de waarden voor DOMIR in klassen ondergebracht. Deze stap betekent een vereenvoudiging van de soortspecifieke DOMIR-getallen. De kwaliteit van een voedselsoort voor een bepaalde hoefdier soort kan nu worden uitgedrukt in de klasse waarin het is ingedeeld. Klasse 1 bevat voedselsoorten met de hoogste opnamesnelheid van verteerbare energie en klasse 7 met de laagste.

De soortspecifieke opnamesnelheid van verteerbare energie kan niet alléén de dieetkeuze verklaren. Het aanbod van verschillende plantensoorten is natuurlijk ook bepalend: een bepaalde voedselsoort kan nog zo goed zijn van kwaliteit, maar als het nauwelijks aanwezig is, zal het weinig in het dieet voorkomen. In het dieetkeuze-onderzoek (hoofdstuk 3) is een relatie gelegd tussen het aanbod en de dieetkeuze. In totaal zijn circa 50 diëten onderzocht, verdeeld over vier diersoorten (ree, edelhert, rund en paard) en over de verschillende fenologische perioden. Met behulp van de resultaten was het mogelijk de hypothese te toetsen, die stelt dat de opnamesnelheid van verteerbare energie het belangrijkste sturende mechanisme in de voedselkeuze van grote hoefdieren is. Van alle in het veld waargenomen diëten kon, op basis van indeling van de voedselitems in DOMIR-klassen, worden aangegeven welk percentage van het dieet in de hoogste DOMIR-klasse zat.

Epidermisfragment van plantenresten uit de mest zijn gebruikt om de samenstelling van het menu te bepalen. Links struikheide, rechts pijpestrootje.



Figuur 7.3.
De verdeling van het dieet
van de vier hoefdiersoorten
over de 4 DOMIR-klassen.
(uit: Van Wieren 1996a)



Het belangrijkste resultaat is weergegeven in Figuur 7.3. We zien dat bij alle vier de hoefdiersoorten het dieet gemiddeld voor 55-70% bestond uit planten uit de hoogste DOMIR-klasse. De twee hoogste DOMIR-klassen samen bepaalden gemiddeld voor ca. 70% het dieet. Ervan uitgaande dat de dieetkeuze van hoefdieren tot stand komt door een complex van factoren, geven deze resultaten aan dat de optimal foraging theorie in uitgebreide vorm een goede verklaring biedt voor de dieetkeuze van hoefdieren (Van Wieren 1996).

Van verklaring naar voorspelling: de dieetkeuzemodule

De indeling in DOMIR-klassen kan worden gebruikt bij het voorspellen van de dieetkeuze. Hierbij doet zich de moeilijkheid voor dat bij het strikt hanteren van de maximalisatieregel, het gekozen dieet veelal zal bestaan uit slechts één plantensoort, namelijk de soort die een groot aandeel in het aanbod heeft én in de hoogste DOMIR-klasse zit. Dit is niet erg realistisch aangezien het dieet van hoefdieren vrijwel altijd uit meer dan een plantensoort bestaat en er ook planten gegeten worden uit de lagere DOMIR-klassen, zelfs bij een groot aanbod van de sterk geprefereerde soorten. De meest favoriete plantensoorten blijken gemiddeld minder dan 50% uit te maken van het dieet (Tabel 7.1) en de dieetkeus kan voor niet meer dan 70% worden verklaard door plantensoorten uit de hoogste DOMIR-klassen.

Teneinde de dieetkeus realistischer te maken moet de maximalisatieregel minder rigide worden gemaakt: 30% van het dieet mag bestaan uit lage DOMIR-klassen. In

Tabel 7.1.

Het gemiddelde maximale aandeel (met spreiding) van de meest geprefereerde voedselplant in de 50 onderzochte diëten van de vier hoefdiersoorten.

	aandeel in het dieet
rund	43% (28-72)
pony	47% (22-63)
edelhert	47% (31-59)
ree	40% (19-59)

Beslisregels voor de dieetkeuze

De belangrijkste beslisregel is de 70%-regel. Deze regel dicteert dat het dieet voor 70% bestaat uit voedselsoorten, die op dat moment in de hoogste DOMIR-klasse zitten. Twintig procent van het dieet bestaat uit voedselplanten uit de op een na hoogste DOMIR-klasse, 10% uit de daarop volgende. Van 70%-regel kan in twee situaties worden afgeweken: allereerst in de situatie waarin er onvoldoende voedsel is in een bepaalde klasse; al het voedsel uit deze klasse wordt geconsumeerd en het tekort wordt gehaald uit een hogere DOMIR-

klasse. Een tekort in de hoogste klasse wordt gecompenseerd door voedsel uit de op een na hoogste klasse. Ook kan van de regel worden afgeweken wanneer de voedselsoorten, die de rest van het dieet vormen, zich bevinden in de laagste DOMIR-klasse en er toch voldoende aanbod is van items uit die hogere klasse; in een dergelijk geval zal het percentage van 70 uit die hogere klasse toenemen.

De tweede beslisregel is de evenredigheidsregel. Wanneer twee of meer voedselitems in eenzelfde DOMIR-klasse zitten, geldt dat het aandeel in het dieet van elk item afzonderlijk evenredig is met het aanbod.

de dieetkeuzemodule zijn hiertoe beslisregels geformuleerd (zie het kader *Beslisregels voor de dieetkeuze*). Hoewel verteerbare energie een zeer belangrijke sturende factor is gebleken, zijn er ook andere kwaliteitsaspecten van het voedsel die voor het dier van belang zijn. Sommige zijn moeilijk in te schatten, zoals het effect van secundaire plantenstoffen of van haren, en uiteraard speelt ook smaak een belangrijke rol. Al deze zaken komen niet tot uiting in het DOMIR-getal van een plantensoort. Het enige aspect dat wel telt is giftigheid. Als van een plant bekend is dat deze giftig is, wordt hij in een lage verteerbaarheidsklasse geplaatst, waardoor hij niet in het dieet zal voorkomen.

In de dieetkeuzemodule wordt de verteerbaarheid van het dieet berekend op basis van het verteerbaarheidsgetal van de verschillende voedselplanten (gewogen gemid-

Ook al zijn runderen echte grazers, met regelmaat worden ook houtige soorten aangepakt.



delde). Hieruit kan de voedselopname per dag per eenheid dierbiomassa worden geschat. Door vermenigvuldiging van dit getal met het gewichten van de hoefdieren wordt de totale voedselopname per tijdseenheid berekend. Vanuit de totale voedselopname wordt de consumptie per plantensoort berekend. Voor de houtige soorten wordt dit omgerekend naar een consumptie per individu. Er kunnen in principe twee terugkoppelingen plaatsvinden:

- a) de samenstelling van de voedselbak verandert door selectieve vraat;
- b) de voedselopname heeft consequenties voor de conditie van de hoefdieren, die wordt weergegeven door hun gewicht. Op basis van de voedselopname kan de energieopname worden berekend en kan worden vastgesteld of dit voldoende is om te voorzien in de onderhoudsbehoefte van de dieren. Indien dit onvoldoende is, zullen de dieren gewicht verliezen. Hierbij is gebruik gemaakt van regressie, die een lineair verband beschrijft tussen energieopname en gewichtsverandering. Vooral voor dieren met een laag lichaamsgewicht is deze relatie bijzonder gevoelig voor kleine afwijkingen.

Gedurende een simulatie is het aantal dieren constant. In het model sterven de dieren massaal als door energietekorten het gewicht van de individuen beneden een bepaalde minimumwaarde komt. Als dit gebeurt zal de conclusie zijn dat de populatie niet zonder hulp van buitenaf in die omvang in stand kan worden gehouden. Bij de scenario's is ervoor gekozen om de dichtheid gedurende de hele simulatieperiode constant te houden, ook in gevallen van 'sterfte' van de populatie. De populatie wordt dan als het ware bijgevoerd, zodat de dieren niet sterven.

Gebruik van het bosbegrazingsmodel

Het bosbegrazingsmodel FORGRA beschrijft de veranderingen in soortensamenstelling en structuur van een bos in aanwezigheid van hoefdieren. Het model integreert gedetailleerde kennis van de ecologische interacties tussen bos en hoefdieren, die voor een belangrijk deel aan bod is gekomen in de voorgaande hoofdstukken. Hiermee is het model een uiterst nuttig instrument voor het begrazingsonderzoek zelf. Hypothesen over de effecten van begrazing kunnen worden getoetst en kennisleemten kunnen worden opgespoord. Door middel van gevoeligheidsanalyse kan het belang van bepaalde deelprocessen en sleutelvariabelen voor de langetermijnbosontwikkeling worden onderzocht. De modellen vormen een belangrijk raamwerk voor de analyse van de dynamiek van het ecosysteem

Ten opzichte van gepubliceerde bossuccessiemodellen onderscheidt FORGRA zich door een gedetailleerde beschrijving van de verjonging. Deze mate van detail is nodig om het voedselaanbod in de vorm van verjonging te kunnen simuleren, maar dit introduceert tevens een aantal onzekerheden die samenhangen met de dynamiek van zaailingen. Ondanks deze onzekerheden is het gebruik van modellen in onderzoek dat zich richt op de langetermijneffecten nuttig en wenselijk. Door het model toe te passen in verschillende situaties waarbij hoefdiersoort en dichtheid gevarieerd worden, dus in verschillende scenario's, krijgt men inzicht in de mate waarin hoef-

dieren sturend zijn in de bosontwikkeling. Met dit inzicht is het mogelijk de gevolgen van beheerkeuzen ten aanzien van hoefdieren en begrazing in bossen te evalueren.

Het model is in principe geschikt om effecten van fluctuerende aantallen op de bosontwikkeling door te rekenen, maar dit is niet gebeurd in de scenario's die in hoofdstuk 8 worden besproken. Er is voor gekozen om met de meest eenvoudige scenario's te beginnen: die van constante dichtheden. In hoofdstuk 8 worden de resultaten van scenario's voor zeven verschillende bostypen gepresenteerd, die verschillende stadia vertegenwoordigen in de bosontwikkeling op de Veluwe zandgronden.